

И. И. ШИЛОВА

КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ШЛАМОВОГО ОТВАЛА УРАЛЬСКОГО АЛЮМИНИЕВОГО ЗАВОДА

Известно, что корневой системе в жизни растений принадлежит очень важная роль. С деятельностью корневой системы связана жизнедеятельность всего растения. Корневая система является посредником между почвой и растением, снабжая последнее водой и минеральными соединениями, обеспечивает вегетативное размножение растений и накопление запасных питательных веществ. От развития корня зависит отчасти выносливость растения в более или менее благоприятных окружающих условиях (Красовская, 1925). В то же время корни растений являются органом наиболее чувствительным к условиям внешней среды. Почва оказывает влияние на растения главным образом через их корневую систему (Рассел, 1955). Как указывает А. П. Шенников (1950), корневые системы пластичны и резко реагируют на изменение условий своего роста и деятельности. Главными факторами, влияющими на характер развития корневых систем, являются влажность и проницаемость почвы для корней, аэрация, химизм почвы (наличие питательных веществ, реакция среды), свет (Красовская, 1925; Колосов, 1962). По мнению Н. З. Станкова (1955), ведущим фактором, обуславливающим развитие корневой системы, является биогенность среды, активная микробиологическая деятельность в почве. Кроме того, развитие корневой системы зависит не только от самих почвенных условий, но и от состояния всего растения (Шенников, 1950). Исходя из вышеизложенного, вытекает важность изучения корневых систем растений на отвале — в новом местообитании, на новом специфическом субстрате — красном шламе. Необходимость изучения корневых систем растений в условиях отвала вызвана и тем, что почвозащитные и биомелиоративные свойства растений связаны с состоянием их корневых систем. Известно, что малое количество корней многолетних трав в почве не может создавать структурности почвы и, следовательно, оказывает слабое влияние и на плодородие ее (Масалкина, 1952).

Экологические особенности корневых систем определяются характером почв (Белостоков, 1959). Влияние почвенных условий на корневые системы растений конкретно выражается в изменении формы и степени развития корневой системы, характера ее и пространственного размещения, темпов роста, массы. С изменением эдафических факторов изменяется строение корневой системы и ее биологический тип (Сулейманов, 1966).

Морфологические особенности корневой системы многолетних злаков, выращиваемых на шламовом отвале, изучались в два этапа: 1) путем морфологического описания корневой системы непосредственно в условиях отвала (пространственного расположения корневой системы в субстрате: глубины проникновения, распространения вширь и т. д.), для чего производилась сначала горизонтальная раскопка корней, а затем выкапывалась яма глубиной 30 см, корни препарировались, зарисовывались, измерялись и 2) последующей обработки в лабораторных условиях: подсчета количества корней на одно растение, измерения их длины, толщины, определения веса, объема корневой массы. При изучении корневых систем использовались методики М. С. Шалыта (1950, 1960), М. Г. Тарановской (1957), Н. К. Татариновой (1961), И. И. Колозова (1962).

Динамика массы корней изучалась путем взятия проб в каждую фазу развития растений в течение 5 лет. Пробы растений брались с площадок размером 20×20 см² на всю глубину распространения корневой системы в трехкратной повторности. Во избежание распада субстрата на мелкие комки, приводящего к разрыву корней, старались по мере возможности отмывать корни из ненарушенных монолитных образцов, согласно указаниям Ф. И. Левина (1964). Корневая масса отмывалась на ситах с диаметром отверстий 0,5 и 0,1 см. Масса побегов и масса корней взвешивались в сыром и воздушно-сухом состоянии. Зная количество растений на площади монолита, вычисляли вес побегов и корней одного растения и отношение веса корней к весу побегов у рыхлокустовых злаков и веса корней и корневиков к весу надземных побегов у корневищных злаков.

Изучение корневых систем многолетних злаков в условиях отвала проводилось во всех вариантах опыта.

В данной работе приводятся результаты исследования корневых систем 5 видов многолетних злаков: регнерии волокнистой (*Roegneria fibrosa* (Schrenk) Nevskí) сорта Омская, пырея бескорневищного (*Agropyron tenerum* Vasey), бескильницы Гаупта (*Puccinellia Hauptiana* (Trin.) V. Krecz.), коостра безостого (*Bromus inermis* Leyss.) и овсяницы красной (*Festuca rubra* L.) одного варианта — «шлам + 6 см почвы» — как одного из самых перспективных для консервации отвала.

Процессы формирования и развития корневой системы луговых злаков, углубления корней по фазам вегетации прослежены С. П. Смеловым и А. Ф. Любской (1940) и С. П. Смеловым (1947, 1966). Авторы отмечают, что формирование корне-

вой системы у луговых злаков происходит одновременно с развитием наземных органов, начиная с прорастания семени. Наряду с зародышевыми корнями, возникающими при прорастании семени, несколько позднее появляются из узлов кушения узловые (адвентивные, ростовые, вторичные) корни, несущие основные функции в питании и поглощении воды из почвы у луговых злаков. Уже в фазу кушения корни злаков достигают значительной глубины. Углубление корней у некоторых видов несколько задерживается в период стеблевания, в связи с большим потреблением продуктов фотосинтеза на рост стеблей. Значительный рост корней в длину происходит после цветения, в период созревания семян и отмирания отплодоносивших побегов, т. е. в период затухания ростовых процессов в надземных органах. Максимальной глубины корни достигают в фазу плодоношения — отмирания генеративных органов.

Глубина проникновения корней луговых злаков в почву изучалась рядом авторов. Из литературных данных (Штреккер, 1933; Рожевиц, 1937; Масалкина, 1954; Колосов, 1962) известно, что корни многолетних злаковых сосредоточиваются преимущественно в пахотном слое почвы. По мнению Р. Ю. Рожевиц (1937), главная масса корней злаков находится в самых верхних горизонтах, примерно до 15 см глубины, до 50 см спускается уже значительно меньшее количество корней, а до 1 м и глубже — лишь одиночные корни; А. М. Дмитриев (1948) указывает, что луговые злаки имеют мочковатую неглубокую корневую систему. У низовых злаков основная масса корневой системы сконцентрирована в верхнем 12—20-сантиметровом слое почвы. У верховых злаков главная масса корневой системы развивается в 25—30-сантиметровом слое. Кроме этих корней, обеспечивающих злак питательными веществами почвы, растение образует корневые ответвления, идущие в подпочву и грунт на глубину до метра и более.

По данным С. П. Смелова и А. Ф. Любской (1940), у большинства луговых трав при полном их развитии корни достигают 1—2 м, а иногда и более. Э. Клапп (1961) указывает, что основная масса корней луговых злаков находится в верхних 5—10 см почвы. Более глубокому укоренению препятствуют насыщение почвы водой, повышенная кислотность подпочвы.

По данным И. В. Ларина (1956), большая часть корней многолетних злаков (70% и более от общего веса) расположена в горизонте 10—20 см от поверхности почвы. Работами С. П. Смелова (1947), П. В. Лебедева (1966) установлено, что основная масса корней луговых злаков (около 50—70% по весу, по Смелову, и 67,8%, по Лебеву) сосредоточена в верхнем дециметре почвы.

Способность развивать корневую систему в глубину выражена у разных видов злаков далеко не одинаково. А. М. Дмитриев (1948) разделяет все злаки на глубоко-, средне- и мелкоукореняющиеся. Примерами глубокоукореняющихся злаков могут служить, в частности, костер безостый, мелкоукореняющихся — овсяница красная.

Как показали наши наблюдения, многолетние злаки на шламе с почвенным покрытием имеют поверхностные корневые системы, при этом значительно более поверхностные, чем на почве. Основная масса их корней (почти вся корневая система) во все годы наблюдений располагалась в слое до 10—15 см и лишь отдельные корни

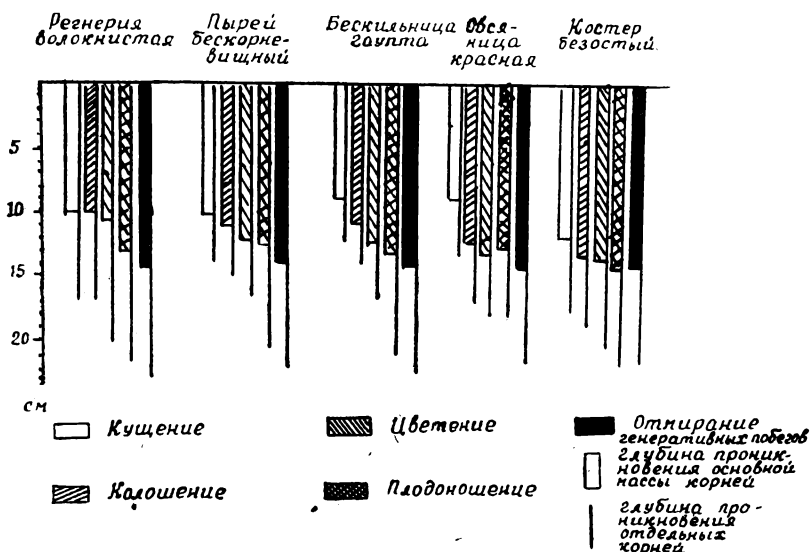


Рис. 1. Глубина проникновения корней многолетних злаков в субстрат по фазам вегетации на шламе с почвенным покрытием за годы наблюдений (1962—1966).

уходили вглубь до 25—28 см. Разница в глубине проникновения корней злаков по годам жизни, по фазам вегетации и по видам была очень незначительной.

В то время как, по данным С. П. Смелова (1946), при выращивании многолетних злаков на почве глубина и масса их корней в фазу цветения — плодоношения в 1,5—2 раза превышает глубину и массу корней в фазу вегетативную, в условиях отвала не наблюдалось существенной разницы между глубиной проникновения корней по фазам вегетации. В течение вегетации растений происходило лишь очень небольшое постепенное увеличение проникновения корней в глубь субстрата, несколько усиливавшееся в фазу плодоношения — отмирания генеративных побегов (рис. 1). Если сравнить рост корней в глубь по годам жизни, то можно отметить сравнительно быстрое углубление корней в первый год жизни. В год посева корни злаков достигли почти максимальной для них на шламе с почвой глубины, углубляясь в последующие годы очень незначительно. Эта глубина составила: для пырея и бескильницы — 11 см, отдельных корней соответственно 13 и 17 см, для регнерии, костра

и овсяницы — 12 см, отдельных корней — 18—19 см. В то же время из литературных данных известно, что корни многолетних злаков при почвенной культуре уже в год посева достигают значительной глубины. Так, С. П. Смелов (1947) указывает, что в 1-й год жизни к концу кущения корни луговых злаков уходят на глубину в 45—60 см. По данным И. В. Ларина (1956), корни многолетних злаков при выращивании последних на почве уже в год посева достигают глубины 80—125 см, а по С. С. Шаину (1940), — до 120—140 см.

Наибольшей глубины корни регнерии достигли на 2-м году жизни, пырея и бескильницы — на 4-м, костра и овсяницы — на 5-м. При средней глубине проникновения основной массы корней регнерии 12 см максимальная равнялась 15 см. Для других видов данные показатели составляли соответственно: для пырея — 14 и 16 см, для бескильницы — 13 и 17 см, для костра — 15 и 16 см, для овсяницы — 13 и 15 см. Максимальная глубина проникновения корней злаковых трав, зарегистрированная за все годы наблюдений на шламе с почвенным покрытием, была следующей: для регнерии — 28 см (август 1963), пырея — 26 см (август 1963), бескильницы — 25 см (август 1965 и 1966), костра — 28 см (август 1966), овсяницы — 27 см (август 1965). Этой глубины достигали лишь отдельные корни. Сравнение по глубине проникновения в субстрат корней трав, выросших на шламе с почвенным покрытием, с травами обычной почвенной культуры говорит об их огромном различии по данному показателю.

В табл. 1 приведены сравнительные данные по глубине проникновения корней костра безостого и овсяницы красной в нашем опыте на шламе с почвенным покрытием с соответствующими данными для почвенной культуры этих видов злаков, полученными С. П. Смеловым (1966).

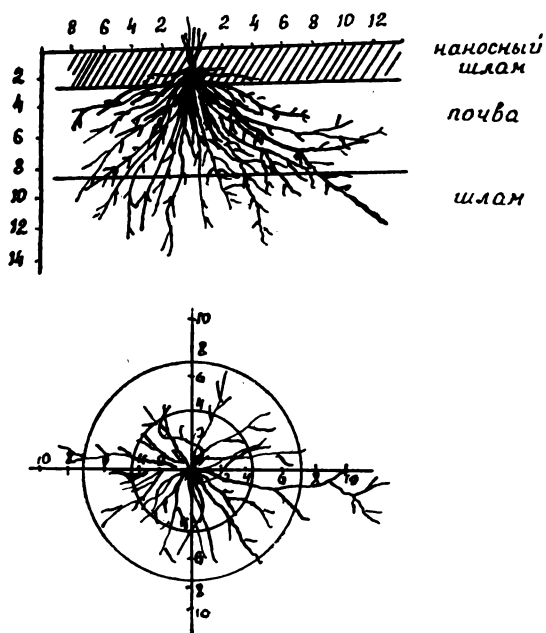
Таблица 1

Глубина проникновения корней луговых злаков в субстрат по фазам вегетации, см

Фаза вегетации	Костер безостый		Овсяница красная	
	Шлам + почва	Почва (по С. П. Смелову, 1966)	Шлам + почва	Почва (по С. П. Смелову, 1966)
Кушение	18	80	16	50
Колошение	19	100	17	50
Цветение	20	125	18	65
Плодоношение	22	155	19	80
Отмирание	22	200	22	125

Как следует из таблицы, корневые системы костра и овсяницы на шламе с почвой проникают в глубь субстрата в 4—9 раз меньше, чем при выращивании этих трав на почве. К аналогичному выводу приводит и сравнение глубины проникновения в субстрат корней и других видов трав.

Более подробное представление о строении и пространственном расположении корневой системы изучаемых видов злаков дало подробное описание корневых систем растений 4-го года жизни, проведенное в фазу цветения, которое и приводится ниже. Результаты изучения корневых систем сведены в табл. 2. Для каждого вида растений имеется также рисунок корневой системы, на котором



верхняя часть изображает вертикальный разрез корневой системы, а нижняя — горизонтальную проекцию последней. Масштаб исполнения везде один и тот же — в 1 клетке 2 см. Рассмотрим эти результаты по отдельным видам злаков.

Регнерия волокнистая. Корневая система регнерии — мочковатая, корни волокнистые. Корневая масса значительная, располагается главным образом в верхних горизонтах почвы (Лебедев, Углов, 1961).

На шлеме с почвенным покрытием (рис. 2) основная масса корней залегала в слое 2—11 см, отдельные корни углублялись

Рис. 2. Схема расположения корневой системы регнерии волокнистой в субстрате (шлам+6 см. почвы).

до 20 см. Узел кушения находился на глубине 1,5 см. Поверхность почвы на 2,5 см была засыпана частицами шлама, перенесенного ветром. Радиус распространения основной массы корней достигал 7—8 см, отдельных корней — до 12 см. При переходе из слоя почвы в шлам резкой границы не наблюдалось, корни переходили в шлам без каких-либо резких отклонений. Корни, находящиеся в шлеме, отличались хрупкостью. Большая степень ветвления корней отмечалась на глубине 3—9 см. В слое 1,5—3 см находилось большее число толстых корней, ниже преобладали тонкие корни. Большая часть корней оканчивалась разветвлением.

Корневая система **пырея бескорневищного** при выращивании его на почве мочковатая, сильно ветвящаяся, неглубокая, располагается в верхних горизонтах почвы. Лишь отдельные корни достигают глубины 1,5 м (Лебедев, Углов, 1961).

Показатели развития корневых систем многолетних злаков на шлеме с почвенным покрытием
(фаза цветения)

Показатели	Регнерия	Пырей	Бескильница		Костер	Овсяница
			Шлам + почва	Шлам		
Средняя высота растения, см	40,8	39,3	35,6	19,8	33,5	25,0
Радиус надземной части растения, см	4,0	3,7	8,5	9,0	3,4	4,2
Радиус распространения основной массы корней, см	7,0	5,0	6,0	8,0	8,0	10,0
Радиус распространения отдельных корней, см	12,0	3,0	7,5	17,2	17,0	16,0
Глубина расположения узла кущения, см	1,5	0,5	0,0	0,5	3,0	1,0
Верхняя граница расположения корней от поверхности, см	1,5	0,5	0,0	0,5	3,0	1,0
Глубина залегания основной массы корней, см	2,0—11,0	1,0—14,0	1,0—14,0	0,5—10,0	3,0—13,0	3,0—12,0
Нижняя граница распространения корней от поверхности, см	20,0	22,0	21,0	13,0	20,0	18,0
Среднее количество корней одного растения, шт.	107,0	82,0	212,0	154,0	298,0	212,0
Средняя длина одного корня, см	9,0	7,0	7,3	10,3	8,4	7,8
Общая длина корней одного растения, см	963,0	574,0	1547,6	1586,2	2503,2	1653,6
Объем корней одного растения, см ³	7,0	8,0	3,0	0,8	12,0	4,0
Средний диаметр корня, мк	699,0±3,2	704,0±15,0	697,0±3,7	596,0±3,2	896,0±11,0	689,0±2,6
Вес подземной части растения в воздушно-сухом состоянии, г	0,4	0,7	0,8	0,6	1,2	1,5
Отношение веса подземной массы к весу надземной массы в воздушно-сухом состоянии	0,5	0,3	0,2	0,4	0,8	0,9

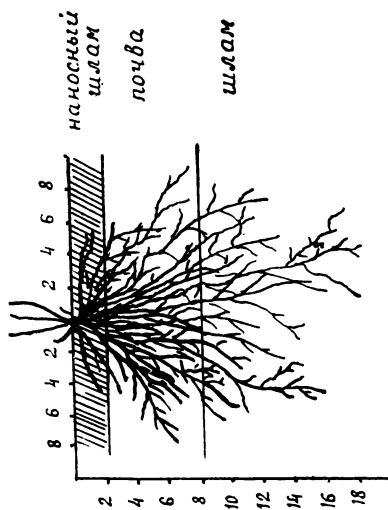


Рис. 3 Схема расположения корневой системы бескорневищного в субстрате (шлак + 6 см. почвы).

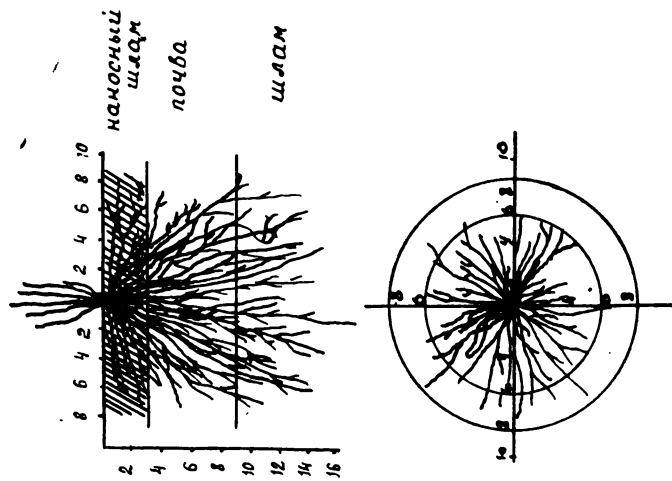


Рис. 4. Схема расположения корневой системы бескльицы Гаупта на шламе с почвенным покрытием.

На шламе с почвенным покрытием корневая система (рис. 3) размещалась в основной своей массе в слое 1—14 см, отдельные корни уходили вглубь до 22 см. Узел кушения был расположен на глубине 0,5 см от поверхности. Засыпание поверхности почвы частицами шлама, переносимого ветром, достигало 1,5—2 см. Радиус распространения основной массы корней составлял 4,5—5 см, отдельных — до 8 см. При переходе из слоя почвы в шлам резких границ не наблюдалось. Корни, расположенные в слое шлама, имели очень мало боковых ответвлений.

У бескильницы Гаупта, в связи с тем, что она растет и на чистом шламе, мы имели возможность сравнить корневые системы в двух вариантах — на чистом шламе и на шламе с почвенным покрытием.

На шламе с почвенным покрытием (рис. 4) основная масса корней располагалась в слое 1—14 см, отдельные корни проникали вглубь до 17,5 см. Узел кушения находился на поверхности шлама. Слой шлама на поверхности почвы составлял 3 см. Радиус распространения основной массы корней — 6 см, отдельных — до 7,5 см. В слое 0—2 см имелось несколько мертвых корней. Ветвление корней слабое. На чистом шламе (рис. 5) основная масса корней располагалась в слое 0,5—10 см, отдельные корни достигали глубины 13 см. Узел кушения находился на глубине 0,5 см от поверхности. Радиус распространения основной массы корней составлял 8 см, отдельных корней — 20 см. Корни были тонкими и не ветвились.

Отсутствие ветвления корней бескильницы на чистом шламе обусловлено, по-видимому, бедностью последнего элементами минерального питания, в частности, азотом. По указанию И. И. Колосова (1962), в условиях недостаточного азотистого питания образование боковых корней замедляется. Как видно из рис. 5, на чистом

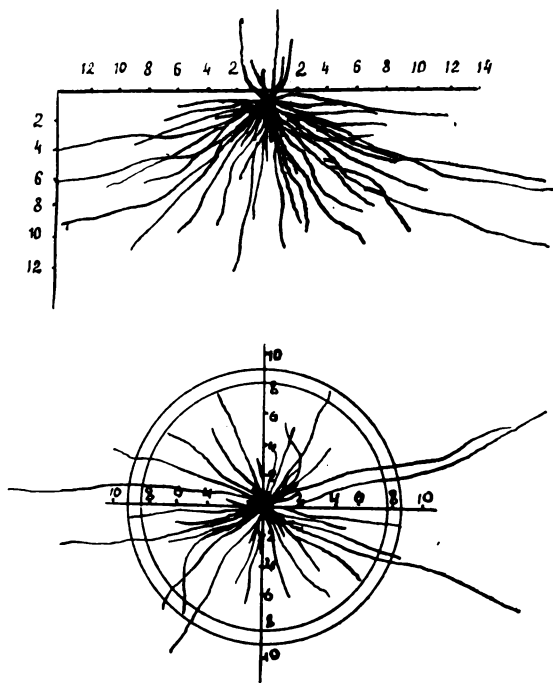


Рис. 5. Схема расположения корневой системы бескильницы Гаупта на чистом шламе.

шламе корни бескильницы распределены в большем объеме субстрата, чем на шламе с почвенным покрытием, что вполне согласуется с утверждением Э. Рассела (1955) о том, что культуры, растущие на плодородной влажной почве, всегда имеют компактную корневую систему. На чистом шламе бескильница имеет экстенсивную

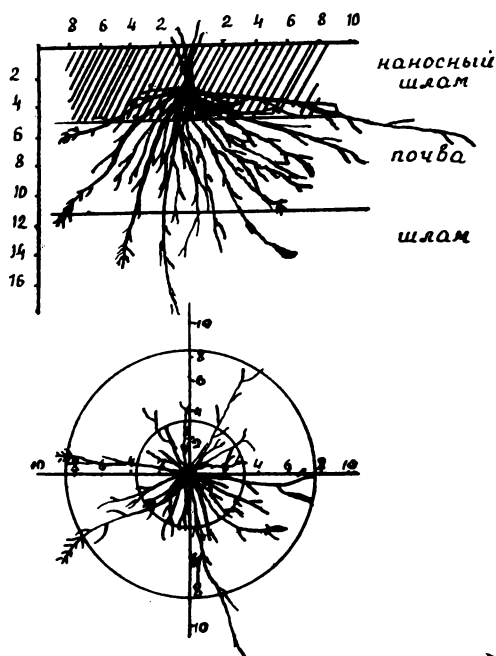


Рис. 6. Схема расположения корневой системы костра безостого в субстрате (шлам + 6 см. почвы).

корневую систему (охватывающую большой объем субстрата сравнительно мало ветвистыми корнями). Уменьшение или увеличение экстенсивности или интенсивности может служить указанием на различие в почвенных условиях (Шенников, 1950). В данном случае увеличение экстенсивности корневой системы бескильницы в чистом шламе обусловлено недостатком питательных веществ.

Костер безостый относится к глубокоукореняющимся злакам. Корневая система его при выращивании на почве мощно развита, достигает глубины 200 см. Однако наибольшая масса корней сосредоточена на глубине 30–40 см (Лебедев, Углов, 1961). На шламе с почвенным покрытием

(рис. 6) основная масса корней костра располагалась в слое 3–13 см, отдельные корни углублялись до 20 см. Узел кущения находился в слое шлама на расстоянии 3 см от поверхности. Слой шлама, переотложенного ветром, составлял 8 см. Радиус распространения основной массы корней достигал 8 см, отдельных корней — 16–17 см. При переходе из почвы в шлам резких изменений в форме корней не было. Большее ветвление корней наблюдалось в слое 3–9 см. Некоторые корни оканчивались мочкой, на концах некоторых корней образовались утолщения.

На наличие булавообразных расширений на концах корневых мочек, у корневых чехликов, костра, выращиваемого на почве, указывает И. Н. Клинген (1914).

Овсяница красная, по классификации А. М. Дмитриева (1948), относится к мелкоукореняющимся злакам (до 40–50 см.) По дан-

ным Р. И. Тоомре (1966), овсяница красная корневищная имеет густоразветвленные корневища и богатую корневую систему, распространенную главным образом в верхнем (0—10 см) горизонте почвы. И. В. Ларин, Ш. М. Агабабян и другие (1950) указывают, что корневая система овсяницы красной на почве достигает глубины 125 см.

На шламе с почвенным покрытием (рис. 7) основная масса корней (и корневищ) была сосредоточена в слое 3—12 см, отдельные корни уходили вглубь до 18 см. Узел кущения находился на глубине 1 см. Слой шлама на поверхности почвы составлял 1,5—2 см. Радиус распространения основной массы корней равнялся 10—12 см, отдельных корней — 16 см.

Таким образом, основная масса корней всех многолетних злаков на шламе с почвенным покрытием, как и в обычных условиях—

на почве, расположена в верхнем слое субстрата, до 10—15 см. При этом 1,5—5 см составляет слой шлама, перенесенный ветром, 6 см — нанесенный слой почвы. Если еще учесть оседание и промывание почвы в шлам на какую-то глубину, то можно прийти к выводу, что основная масса корней злаков сосредоточена в слое, содержащем почву — источник питательных веществ растений. В то время как при выращивании на почве корни многолетних злаков проникают на глубину до 300 см (Дмитриев, 1948), на шламе с почвенным покрытием максимальная глубина проникновения корней, зарегистрированная за 5 лет наблюдений, составила 28 см (у костра и регнерии.) Дальнейшему проникновению корней вглубь препятствуют отрицательные свойства шлама, главным образом, отсутствие в нем азота, щелочная реакция и высокая концентрация солей. Локализация корней в верхних горизонтах почвы, приповерхностное расположение корневых систем растений, обусловленные

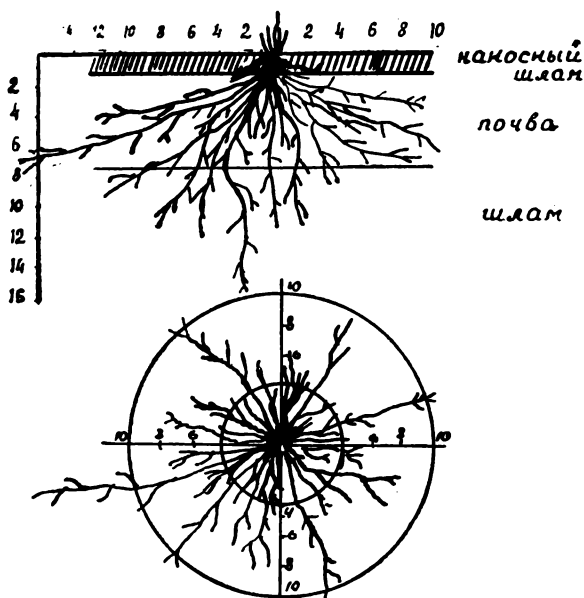


Рис. 7. Схема расположения корневой системы овсяницы красной в субстрате (шлам + 6 см. почвы).

неблагоприятными эдафическими факторами, встречаются довольно часто и в естественных природных местообитаниях на почвах с неблагоприятными физическими и химическими свойствами: в условиях близкого залегания вечной мерзлоты (Дадыкин, 1948; Тиртиков, 1951; Серебряков, 1952; Полозова, 1964, 1966 и другие), на сфагновых болотах и осушенных торфяных почвах (Шенников, 1950; Вомперский, 1959); в засушливых степных, полупустынных и пустынных районах, где густоразветвленные поверхностные корни некоторых растений являются приспособлением последних к условиям недостаточного увлажнения (Модестов, 1932; Шенников, 1950; Голомедова, 1959). На подзолистых почвах более 80% корневой массы сосредоточено в верхнем перегнойно-аккумулятивном горизонте (глубиной в 9—12 см) и мощность развития корневой системы зависит от мощности этого горизонта, в лишенный же перегной подзол и нижележащий горизонт уплотнения проникает всего 5—20% корней (Качинский, 1925; Красовская, 1925.) Поверхностное расположение корневых систем характерно для растений засоленных почв — солонцов, солонцово-солончаковых комплексов, где основными факторами, препятствующими проникновению корней вглубь, является засоление почвы (обильное скопление воднорастворимых солей), оказывающее токсическое действие на корни, а также неблагоприятные физические свойства иллювиального горизонта (Попович, 1937; Шалыт, 1952; Белостоков, 1959; Вагина, 1962; Дохунаев, 1963; Байтулин, 1965; Байтулин, Мухитдинов, 1966; Угрюмов, 1965, 1966 и другие). Так, Т. А. Вагина (1962) отмечает, что на солонцах более 90% корней растений сосредоточено в верхнем 20-сантиметровом слое почвы; А. Ф. Угрюмов (1965) указывает, что корневая система бескильницы тончайшей на засоленных почвах локализуется главным образом в самых верхних горизонтах почвы; в горизонте 0—10 см находится более 80% веса всех корней и в более глубоких горизонтах масса их представлена незначительной величиной (доли процента).

Развитие корневой системы многолетних злаков в горизонтальном направлении и ее поверхностное расположение отмечено и на специфических субстратах, в частности, на каменноугольной золе (Тарчевский, 1962).

Поверхностное расположение корневой системы многолетних злаков на шламе с почвенным покрытием, приуроченность основной массы корней к слою 10—15 см можно рассматривать как приспособление к использованию более благоприятных условий верхнего слоя субстрата, позволяющее этим растениям произрастать в условиях отвала.

В то же время образование поверхностной корневой системы многолетними злаками в условиях отвала может рассматриваться как положительный момент в связи с необходимостью создания на поверхности шлама дернины, способной противостоять эрозийным процессам. Согласно указанию Л. Г. Раменского (1938), одним из условий развития мощной и крепкой дернины являются неблаго-

приятные свойства почвы на глубине, препятствующие развитию корней вглубь и приводящие к формированию поверхностной корневой системы.

Элементом ответной реакции растений на необычный субстрат является также уменьшение ветвления корней. Н. А. Качинский (1925) отмечает, что почва как бы диктует корневой системе формы ее развития, сглаживая и нивелируя особенности отдельных растений; автором установлено на почвах подзолистого типа, что влияние почвы настолько велико, что скрадывает значительно индивидуальные различия. Изучение корневых систем многолетних злаков в условиях отвала показало, что, несмотря на наличие видовых особенностей, на шламе с почвой не наблюдалось значительных различий в форме и расположении корневых систем у описываемых видов злаков. Так, например, если, по данным С. П. Смелова (1966), корни костра безостого при выращивании последнего на почве достигают в фазу плодоношения глубины 200 см, а овсяницы красной — 125 см (разница 75 см), то в нашем опыте на шламе с почвенным покрытием корни обоих этих видов в фазу плодоношения проникают вглубь на 22 см, т. е. разницы нет. Таким образом, шлам нивелирует видовые особенности глубины проникновения и расположения корневых систем многолетних злаков.

Результаты подсчетов и измерений корней многолетних злаков, представленные в табл. 2 и 3, показывают, что растения в условиях отвала образуют меньшее количество корней, причем последние являются более короткими и тонкими, менее мощными, чем у контрольных растений на почве.

Таблица 3

Величина и количество корней костра безостого и пырея бескорневищного 4-го года жизни в зависимости от субстрата

Вид растения	Вариант опыта	Количество корней на одно растение	Размеры корня	
			длина, см	диаметр, мк
Костер безостый	Шлам + почва . . .	298,0 ± 3,0	20,0 ± 1,2	896,0 ± 11,0
	Почва (контроль) . .	4350,0 ± 12,0	42,0 ± 0,9	968,0 ± 16,0
Пырей бескорневищный	Шлам + почва . . .	96,0 ± 2,2	9,5 ± 0,4	704,0 ± 15,0
	Почва (контроль) . .	353,0 ± 8,0	35,0 ± 0,7	873,0 ± 13,0

В результате этого корневая система растений с отвала по своему объему и весу сухой массы значительно уступает корневой системе контрольных растений почвенной культуры. Так, например, если подземная масса одного растения костра безостого 4-го года

жизни в фазу цветения в контроле на почве имела объем 44,2 см³ и вес в воздушно-сухом состоянии 17,1 г, то у растений, выращенных на шламе с почвенным покрытием, эти показатели были равны соответственно лишь 12 см³ и 1,18 г.

Как известно, в формировании и росте корней наблюдается тесная и непосредственная связь с наличием питательных веществ в почве. В почвах и отдельных ее слоях с большим содержанием питательных веществ происходит лучший рост и ветвление корней (Колосов, 1962). Обилие в почве питательных веществ способствует развитию корневой системы (Люддегорд, 1937). Но в ряде работ делается заключение, что корневая система лучше развивается абсолютно и относительно при недостатке питательных веществ в окружающей среде (Потапов, 1934; Бейдеман, 1939; Авдонин, 1940). Ухудшение условий питания, по представлению авторов этих работ, способствует лучшему росту и развитию корней. Имеются наблюдения, что недостаток азота возбуждает рост корней (азотное этиолирование — W. Benceke, 1903; Turner, 1922 и другие — цитируется по Г. Люддегорду, 1937).

Сравнение корневых систем растений, выращенных в условиях отвала и на почве, по таким показателям, как степень углубления в субстрат, ветвление, накопление вегетативной массы, позволяет сделать вывод, что на шламе с почвенным покрытием, в условиях худшего по сравнению с почвенной культурой минерального (главным образом азотного) питания злаки образуют менее развитую корневую систему: недостаток питательных веществ (в комплексе с другими отрицательными «эдафическими» факторами) вызывает уменьшение степени ветвления, глубины проникновения и общей массы корней. Низкий уровень корневого питания, особенно азотного, обуславливает снижение темпов формирования, роста корневой системы и степени ее развития и косвенно, — угнетая кущение луговых злаков, так как известно, что формирование и рост корней луговых злаков непосредственно связаны с побегообразованием (Лебедев, 1963).

Другим фактором, обуславливающим слабое развитие и поверхностное расположение корневых систем луговых злаков в условиях отвала, является токсическое действие ионов натрия и алюминия в щелочной среде шлама. По указанию Я. В. Пейве (1961), особенно токсическое действие на развитие корневой системы оказывает сочетание повышенных концентраций ионов натрия с высоким значением pH, ибо щелочи могут диспергировать или растворять не только органическое вещество почвы, но и структурные элементы корневой системы. Отрицательное действие алюминия обуславливается тем, что, по данным А. В. Петербургского (цит. по Пейве, 1961), алюминий концентрируется в корнях растений и задерживает рост корневой системы. Н. С. Авдонин, Е. П. Миловидова и другие (1957), Т. П. Фроловская (1963) отмечают, что под влиянием алюминия у растений происходит необратимое повреждение корневой системы; при этом общая масса корней, длина их, ветвление резко уменьша-

ются, укороченная корневая система растений располагается в верхнем пересыхающем горизонте. Все эти явления, как говорилось выше, имеют место и в условиях отвала.

Накопление подземной массы

В связи с выращиванием многолетних трав на отвале с целью мелиорации и закрепления шламового субстрата особенно большое значение имеет изучение накопления органических остатков в шламе, находящегося в свою очередь в прямой зависимости от количества массы подземной части растений. От количества подземной массы зависит развитие дернового процесса, определяющего успех в закреплении субстрата. При этом подземная масса рыхлокустовых злаков представлена массой корней, корневищных — массой корней и корневищ. Рассмотрим, как происходит накопление подземной массы злаков по фазам вегетации и годам жизни в условиях отвала. В литературе имеются указания о том, что при выращивании многолетних злаков на почве масса подземных органов непрерывно возрастает вместе с прохождением цикла вегетации (Шенников, 1941; Смелов, Чепикова, Любская, 1947; Смелов, 1950; Ларин, 1956; Андреев, 1961 и другие).

С. П. Смелов (1966) отмечает, что масса корней луговых злаков значительно нарастает в период кущения и относительно слабо, когда растение переходит от кущения к колошению; в последующие фазы, когда рост различных органов затухает, снова можно наблюдать заметное прибавление веса корней.

Как указывает П. В. Лебедев (1966), в формировании и росте узловых корней у луговых злаков существует определенная ритмичность, соответствующая ритмике кущения и проявляющаяся в наличии двух подъемов корнеобразования (весеннего и летне-осеннего) и паузы между ними. По мнению С. П. Смелова (1947, 1951), причиной паузы в корнеобразовании является интенсивное увеличение массы надземных органов во время стеблевания — полного колошения. Морфологическая причина ослабления корнеобразования — малое количество или отсутствие побегов, способных куститься, а следовательно, образовывать собственные корни (Лебедев, 1966).

Наши наблюдения показали, что масса корней (и подземных органов в целом) злаков на шламе с почвенным покрытием во все годы нарастает по фазам вегетации, достигая максимума в фазу плодоношения — отмирания генеративных побегов (табл. 4 и рис. 8 (а—д)).

Как видно из табл. 4 и рисунков, у изучаемых видов злаков подземная масса в фазу плодоношения — отмирания превышала массу в фазе кущения: у пырея в 3—4 раза, у костра — в 3—6 раз, у овсяницы — в 4—5 раз, бескильницы — в 4—13 и регнерии — 2—16 раз.

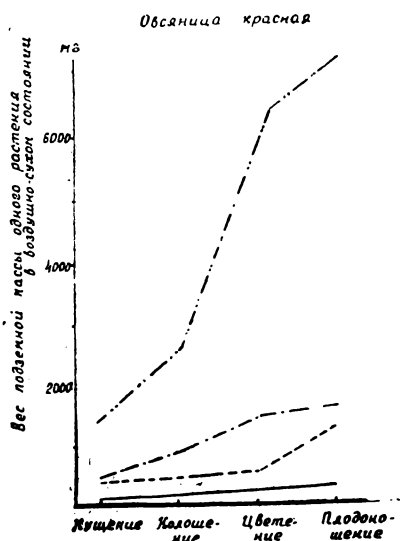
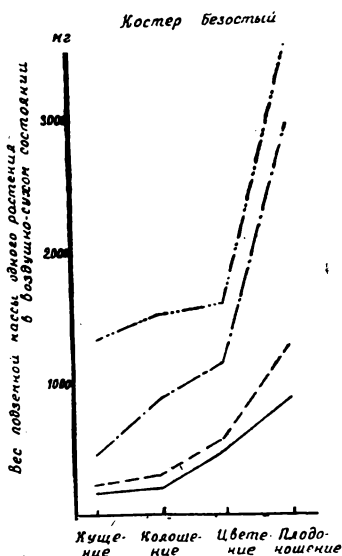
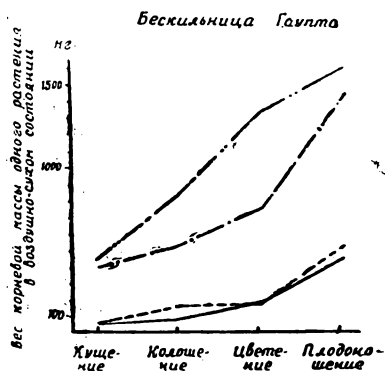
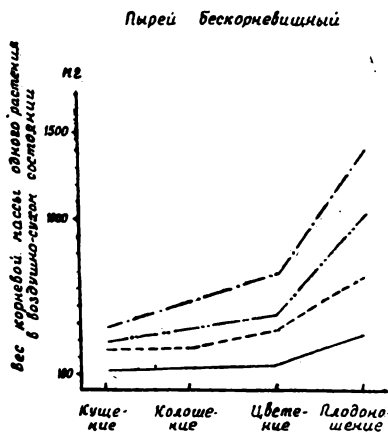
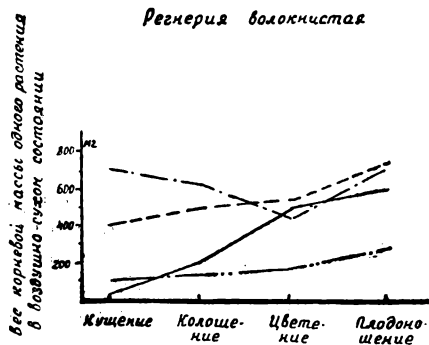


Рис. 8. (а—д). Динамика массы корней и корневищ многолетних злаков по фазам вегетации и годам жизни на шламе с почвенным покрытием.

Условные обозначения: — 2-й год жизни (1963); - - - 3-й год жизни (1964); . . . 4-й год жизни (1965); — — — 5-й год жизни (1966).

Таблица 4

Динамика подземной массы многолетних злаков по фазам вегетации и годам жизни при выращивании на шлеме с почвенным покрытием

Виды растений	Годы жизни	Вес подземной массы одного растения в воздушно-сухом состоянии, мг			
		кущение	колошение	цветение	плодоношение — отмирание генеративных побегов
Регнерия волокнистая	1-й	55	—	—	—
	2-й	39	210	510	611
	3-й	410	496	542	726
	4-й	720	631	442	690
	5-й	110	—	170	270
Пырей бескорневищный	1-й	21	—	—	—
	2-й	97	114	124	298
	3-й	215	226	330	645
	4-й	347	—	662	1374
	5-й	267	—	430	987
Бескильница Гаупта	1-й	19	—	—	—
	2-й	40	65	159	442
	3-й	40	148	151	508
	4-й	383	524	750	1442
	5-й	440	844	1348	1614
Костер безостый	1-й	69	—	—	—
	2-й	177	215	498	900
	3-й	245	320	593	1273
	4-й	475	900	1180	2956
	5-й	1357	1553	1641	3555
Овсяница красная	1-й	22	—	—	—
	2-й	63	139	217	290
	3-й	348	470	550	1324
	4-й	420	898	1486	1660
	5-й	1400	2610	6436	7492

Исключение составила регнерия 4-го года жизни, у которой на протяжении вегетации вплоть до плодоношения наблюдалось уменьшение массы корней. Объяснить это явление, по-видимому, можно ослаблением корнеобразования и усилением отмирания корней, в результате чего в этот год отмирание преобладало над новообразованием; ослабление же корнеобразования и усиление отмирания корней на 4-м году жизни у регнерии находится в прямой связи с затуханием ростовых процессов (уменьшением роста в высоту, снижением побегообразования) этого вида в условиях отвала в данном возрасте. Лишь в фазу плодоношения этого года отмечалось небольшое увеличение массы корней в связи с процессом летне-осеннего кущения.

Наращение подземной массы по фазам происходит более или

менее постепенно с заметным увеличением темпа в период плодоношения — отмирания. Усиление темпа нарастания подземной массы в период плодоношения — отмирания связано с усилением побегообразования — летне-осенним периодом кушения, а у многолетних злаков, как известно, каждый наземный побег формирует свои узловые корни (Штреккер, 1933; Смелов, Чепикова, Любская, 1947; Ларин, 1956; Андреев, 1961).

Количество подземной массы злаков изменяется по годам жизни. При выращивании многолетних злаков на почве их корневая система с возрастом увеличивается (Мосолов, 1953) по крайней мере в течение первых 4—5 лет жизни (Ларин, 1956).

Наши наблюдения показали, что на шлеме с почвенным покрытием максимальная подземная масса накапливается у регнерии на 3-й, у пырея — на 4-й, у бескильницы, костра и овсяницы — на 5-й год жизни.

Виды трав различаются по величине накоплений подземной массы в субстрате. На первом месте по этому показателю стоит овсяница красная. За овсяницей в порядке снижения накопления подземной массы следуют костер безостый, бескильница Гаупта, пырей бескорневищный и регнерия волокнистая. Превосходство корневищных злаков в накоплении подземной массы над рыхлокустовыми связано с образованием первыми подземных плагиотропных побегов-корневищ, дающих известную вегетативную массу.

Представление о количестве сухой массы корней и корневищ многолетних злаков, накапливаемом на единице площади субстрата, дает табл. 5.

Таблица 5

Расчетное количество сухой массы корней и корневищ многолетних злаков в слое субстрата 0—25 см в разные годы жизни, ц/га

Годы жизни	Виды злаков				
	регнерия волокни- стая	пырей бескорне- вищный	бескиль- ница Гаупта	костер безостый	овсяница красная
2-й	29,6	30,4	38,0	47,8	13,3
3-й	20,6	26,1	17,1	32,6	37,2
4-й	17,9	38,6	34,3	67,7	38,8
5-й	11,3	12,0	23,2	42,7	110,9
В среднем	19,9	26,8	28,2	47,7	50,1

Как видно из таблицы, многолетние злаки на шлеме с почвенным покрытием накапливают довольно значительную подземную массу, хотя и уступающую по величине массе, накапливаемой ими при произрастании на почве. Так, например, если, по данным П. В. Лебедева и Н. П. Углова (1961), регнерия при выращивании на почве в условиях Свердловской области в слое почвы 0—25 см

на 2-й год жизни имела 30,5 ц сухой корневой массы на 1 га, то на шламе с почвенным покрытием соответствующий показатель составил 29,6 ц. По данным А. Ф. Суслова (1955), овсяница красная накапливает большое количество корневых остатков в верхнем пахотном горизонте. Так, растения 4-го года жизни оставили в верхнем 20-сантиметровом слое почвы 133 ц/га воздушно-сухих корневых остатков. В нашем же опыте на шламе с почвенным покрытием в слое 0—25 см овсяница красная 4-го года жизни имела только 38,8 ц сухой массы корней и корневищ на 1 га, а в среднем за 5 лет — 50,1 ц/га. При этом надо учесть, что фактическая урожайность бывает всегда меньше по величине расчетной, в нашей же таблице приведены расчетные данные. Наибольшую подземную массу на единицу площади образуют овсяница красная и костер безостый, наименьшую — регнерия волокнистая.

Соотношение массы надземных и подземных органов

Соотношение массы надземных и подземных органов растения зависит от его индивидуальных особенностей и от условий среды, резко меняясь в зависимости от почвенных условий (Качинский, 1925; Рожевиц, 1937; Мосолов, 1950). Как указывает Е. Вассинк (1961), на отношение веса корней к весу побегов влияют различные формообразующие факторы. Э. Синнот (1963), рассматривая отношение корень — побег в качестве примера физиологической корреляции, связанной с питанием, считает, что корреляции этой группы довольно легко изменяются под действием факторов внешней среды.

Наши наблюдения показали, что отношение массы подземной части растения к надземной у многолетних злаков при выращивании их на шламе с почвенным покрытием варьировало в пределах от 0,07 до 2,97, меняясь по годам жизни и фазам вегетации (табл. 6).

В 1-й год жизни почти у всех изучаемых видов трав масса подземных органов превышала массу надземных: пырея и костра — в 1,2 раза, овсяницы — в 1,7 и бескильницы — в 2,1 раза, только у регнерии эти массы были равными.

Такое соотношение надземных и подземных органов согласуется с указанием А. Ф. Угрюмова (1966) о том, что масса корней многих растений в определенных экологических условиях в несколько раз превышает массу надземных частей. Так, относительно более сильное разрастание корневой системы по сравнению с надземными органами при выращивании растений на почве наблюдается при недостатке в ней питательных веществ и воды (Колосов, 1962; Синнот, 1963). В этих случаях, как указывает И. И. Колосов, исследователи получают обычно повышенное отношение веса корней к весу надземной массы растения при уменьшении абсолютного веса ценной части урожая и всех органов растения. Одним из решающих факторов при выращивании растений на отвале, как указывалось выше, является бедность субстрата питательными ве-

ществами, в особенности азотом. Недостаток же азота в субстрате увеличивает относительный вес корней (Вассинк, 1961). Кроме недостатка питательных веществ в субстрате, в условиях отвала другим, не менее значительным фактором является засоленность субстрата, которая, по-видимому, также сказалась на росте и развитии растений, повлияв, в частности, и на соотношение массы надземных и подземных органов. В естественных природных условиях на засоленных почвах общая масса корней многолетних трав значительно превышает надземную массу (Угрюмов, 1966). Так, по указанию А. Ф. Угрюмова (1965), подземная масса бескильницевой ассоциации на засоленных почвах в 6—8 раз превосходит надземную.

Превышение надземной массы многолетних злаков над подземной отмечается при выращивании растений и на некоторых типах антропогенных субстратов, в частности, на каменноугольной золе (Власова, 1964-а, 1964-б; Беспровзана, 1964).

Отношение корень — побег меняется в ходе развития, так как у большинства растений побег растет значительно быстрее, чем корень (Синнот, 1963). Наши наблюдения показали, что в последующие годы соотношение массы надземных и подземных органов злаков на шламе с почвенным покрытием изменяется в сторону увеличения доли надземной части растения в общей его массе и, соответственно, снижения доли подземной части. Но тем не менее доля подземной части остается большой, а в некоторые годы и фазы развития масса подземной части превышает массу надземной (табл. 6).

Если проследить за изменением соотношения надземной и подземной масс растения на протяжении вегетации, то у регнерии, пырея и бескильницы выявляется следующая закономерность: доля массы корней уменьшается в период до кущения до колошения — цветения, когда происходит наиболее интенсивный рост растений в высоту и замедляется нарастание корней, после чего, в фазу плодоношения, доля корней увеличивается в связи с прекращением роста растений в высоту, отмиранием генеративных побегов и усиливающимся в этот период побегообразованием, сопровождающимся нарастанием новой массы корней. У костра безостого и овсяницы красной, по-видимому, имеет место такая же закономерность, но в цифрах она проявляется менее отчетливо, скрадывается, что связано с включением в подземную массу этих растений, кроме корней, подземных побегов — корневищ, обладающих, естественно, другими закономерностями роста и развития, чем корни.

Результаты наблюдений за состоянием корневой системы многолетних злаков в условиях отвала в течение пяти лет позволяют сделать следующие выводы:

1. Для многолетних злаков, выращиваемых на шламе с почвенным покрытием, характерно поверхностное расположение корневой системы, приуроченность основной массы корней к слою до 10—

Таблица 6

**Соотношение сухого вещества надземной и подземной частей растений
многолетних злаков по фазам вегетации и годам жизни на шламе
с почвенным покрытием**

Виды многолетних злаков	Фазы вегетации	Вес подземной части в % к надзем- ной				
		годы жизни				
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
Регнерия волок- нистая	Кущение	100,0	53,4	64,1	161,8	49,8
	Колошение	—	39,6	47,1	81,1	—
	Цветение	—	43,2	34,8	45,9	36,2
	Плодоношение-отмирание ге- неративных побегов	—	86,4	50,5	83,3	46,5
Пырей бескорне- вищный	Кущение	123,5	74,6	68,2	56,5	71,4
	Колошение	—	42,1	30,5	—	—
	Цветение	—	16,3	35,8	28,4	40,3
	Плодоношение-отмирание гене- ративных побегов	—	64,4	51,6	49,3	38,9
Бескильница Гаупта	Кущение	211,1	148,2	45,4	83,3	69,5
	Колошение	—	16,8	34,7	41,6	15,2
	Цветение	—	15,6	7,4	21,9	21,2
	Плодоношение-отмирание гене- ративных побегов	—	85,0	87,9	74,3	65,5
Костер безостый	Кущение	119,0	86,3	81,7	96,2	203,1
	Колошение	—	51,1	39,0	71,0	85,3
	Цветение	—	81,0	46,2	82,8	51,0
	Плодоношение-отмирание гене- ративных побегов	—	55,2	43,8	62,1	56,5
Овсяница крас- ная	Кущение	169,2	57,8	136,5	119,3	153,5
	Колошение	—	71,3	87,0	98,7	204,5
	Цветение	—	90,8	81,5	94,5	297,1
	Плодоношение-отмирание гене- ративных побегов	—	120,8	75,4	85,6	197,4

15 см. Максимальная глубина проникновения корней многолетних злаков на шламе с почвенным покрытием составляет 25—28 см.

2. Разница в глубине проникновения корней по фазам развития, годам жизни и по видам растений очень незначительна.

3. В условиях отвала многолетние злаки образуют меньшее количество корней, последние являются более короткими и тонкими, менее ветвящимися и менее мощными, чем в обычных условиях на почве.

4. Причинами более слабого развития корневых систем многолетних злаков в условиях отвала являются отрицательные свойства субстрата: низкий уровень корневого питания, особенно азотного, токсическое действие ионов натрия и алюминия, физиологическая сухость и т. д.

5. Масса подземных органов (корней, корневищ) растений многолетних злаков во все годы нарастает по фазам вегетации, достигая максимума в фазу плодоношения — отмирания генератив-

ных побегов. Наибольший темп в нарастании подземной массы наблюдается в период плодоношения — отмирания.

6. Максимальная подземная масса накапливается у регнерии на 3-й, пырея — на 4-й, бескильницы, костра и овсяницы — на 5-й год жизни.

7. Расчетное количество сухой массы корней и корневищ многолетних злаков в слое субстрата 0—25 см в разные годы довольно значительно, хотя и меньше, чем при почвенной культуре, и составило в среднем за 4 года: у регнерии — 19,9, пырея — 26,8, бескильницы — 28,2, костра — 47,7 и овсяницы — 50,1 ц/га.

8. Соотношение массы надземных и подземных органов многолетних злаков на шлеме с почвенным покрытием варьировало по годам жизни и фазам вегетации в пределах от 0,07 до 2,97. При этом необходимо отметить относительно большую долю подземной массы, что особенно ярко было выражено в 1-й год жизни.

ЛИТЕРАТУРА

Авдовин Н. С., 1940. Критические периоды и периоды максимальной эффективности в питании растений. — «Химизация социалистического земледелия», № 7.

Авдонин Н. С., Миловидова Е. П., Максимова Е. Д. и Фроловская Т. П., 1957. Влияние алюминия и марганца на обмен веществ в растениях и на структуру урожая. — «Вестн. Моск. ун-та», № 2.

Андреев Н. Г., 1961. Луговоеводство. М., Сельхозгиз.

Байтулин И. О., 1965. Корневые системы некоторых доминантов пустынных группировок Эмбенского плато. — Бот. журн., т. 50, № 8.

Байтулин И. О., Мухитдинов Н. М., 1966. Особенности развития корневых систем некоторых галоидофитов. Материалы научной конференции. Алма-Ата.

Бейдеман И. Н., 1939. Изменение интенсивности корневых систем в разных ценозах. — Тр. Ботан. ин-та Аз. ФАН ССР, т. 6. Баку.

Белостоков Г. П., 1959. Материалы к изучению корневых систем растений полупустыни. — Изв. АН Каз. СССР. Серия ботаники и почвоведения, вып. 1 (4).

Беспрозвана С. Я., 1964. Выращивание многолетних травянистых растений на рыхлых золоотвалах. — В сб.: Растения и промышленная среда. Свердловск, УрГУ.

Вагина Т. А., 1962. Луга Барабы. Новосибирск, изд-во СО АН СССР.

Вассинк Е., 1961. Изучение роста растений в условиях регулируемой внешней среды. — В сб.: Регулирование внешней среды растений. М., ИЛ.

Власова Г. М., 1964а. Особенности развития многолетних растений на Березниковском золоотвале. — В сб.: Охрана природы на Урале, вып. IV. Свердловск.

Власова Г. М., 1964б. Рост и развитие растений 2-го года жизни на золоотвале Березниковской ТЭЦ № 4. — В сб.: Растения и промышленная среда. Свердловск, УрГУ.

Вомперский С. Э., 1959. Особенности строения корневых систем *Pinus silvestris* L. на осушенных торфяных почвах. — Бот. журн., т. 44, № 1.

Голомедова Т. И., 1959. Строение подземных органов некоторых полупустынных растений. — Бот. журн., т. 44, № 3.

Дадыкин В. П., 1948. Новое о корневых системах дикой и культурной растительности в районах вечной мерзлоты. — Докл. АН СССР, т. 59, № 3.

Дмитриев А. М., 1948. Луговоеводство с основами луговедения. М., ОГИЗ — Сельхозгиз.

Дохунаев В. Н., 1963. Исследование корневых систем некоторых культурных растений Центральной Якутии в разных экологических условиях. Вторая межвузовская научно-отчетная конференция «Университеты — сельскому хозяйству». ЛГУ.

Качинский Н. А., 1925. Корневая система растений в почвах подзолистого типа. Ч. I. М., изд-во МОСХОЗ.

Клапп Э., 1961. Сенокосы и пастбища. М., Гос. изд-во сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов.

Клинген И. Н., 1914. Костер безостый, Спб.

Колосов И. И., 1962. Поглодительная деятельность корневых систем растений. М., АН СССР.

Красовская И. В., 1925. Корневая система растений и рост ее в зависимости от внешних факторов.—Тр. по прикл. ботан. и селекции, т. 15. Л.

Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А., Любская А. Ф., Ларина В. К., Касименко М. А., Говорухин В. С., Зафрен С. Я., 1950. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, т. 1. М.—Л., Сельхозгиз.

Ларин И. В., 1956. Луговое хозяйство и пастбищное хозяйство. М.—Л., Сельхозгиз.

Лебедев П. В., 1963. Влияние азотного питания и интенсивности света на коррелятивные связи в росте побегов и корней луговых злаков.—«Физиология растений», т. 10, вып. 3.

Лебедев П. В., 1966. Морфогенез луговых злаков и условия внешней среды. Автореферат докт. диссерт. Пермь.

Лебедев П. В., Углов Н. П., 1961. Биология и агротехника лугопастбищных трав. Свердловское книжное изд-во.

Левин Ф. И., 1964. Методика количественного учета органической массы сельскохозяйственных культур при изучении биологического круговорота азота и зольных элементов.—Бот. журн., т. 49, № 8.

Люддегорд Г., 1937. Влияние климата и почвы на жизнь растений. М., Сельхозгиз.

Масалкина Г. П., 1952. Влияние агротехнических приемов на развитие корневых систем многолетних трав в чистом виде и в смеси.—«Советская агрономия», № 3.

Модестов А. П., 1932. Правда о корнях. М.—Л., Сельхозгиз.

Мосолов В. П., 1950. Многолетние травы. М., Сельхозгиз.

Мосолов В. П., 1953. Сочинения, т. 3. М., Сельхозгиз.

Пейве Я. В., 1961. Биохимия почв. М., Гос. изд-во сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов.

Полозова Т. Г., 1964. Корневая система карликовой березки *Betula nana* L. в Восточноевропейской лесотундре.—Бот. журн., т. 49, № 3.

Полозова Т. Г., 1966. К биологии и экологии карликовой березки (*Betula nana* L.) в Восточноевропейской лесотундре.—В сб.: Приспособления растений Арктики к условиям среды, вып. 8. М.—Л., «Наука».

Попович Ф. Я., 1937. Корневые системы растений солонцово-солончакового комплекса Присаянья.—Бот. журн., т. 22, № 5.

Потапов А. И., 1934. Развитие корневой системы чайного куста в субтропической почве.—«Советская ботаника», № 2.

Раменский Л. Г., 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз.

Рассел Э., 1955. Почвенные условия и рост растений. М., ИЛ.

Рожевиц Р. Ю., 1937. Злаки. М.—Л., Сельхозгиз.

Серебряков И. Г., 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Сов. наука».

Синнот Э., 1963. Морфогенез растений. М., ИЛ.

Смелов С. П., 1946. Биология луговых трав и задачи лугового хозяйства.—«Советская агрономия», № 10.

Смелов С. П., 1947. Биологические основы лугового хозяйства. М., ОГИЗ-Сельхозгиз.

Смелов С. П., 1950. Научные основы лугового хозяйства в свете учения В. Р. Вильямса. М., «Правда».

- Смелов С. П., 1951. Сведения о биологии луговых трав.— В кн.: Многолетние травы в лугопастбищных севооборотах. М., Сельхозгиз.
- Смелов С. П., 1966. Теоретические основы луговодства. М., «Колос».
- Смелов С. П. и Любская А. Ф., 1940. Глубина проникновения корней в почву у луговых злаков. «Вестн. с.-х. науки». Кормодобывание, вып. 3.
- Смелов С. П., Чепикова А. Р., Любская А. Ф., 1947. Новые данные в изучении биологии луговых трав.— В кн.: Вопросы кормодобывания. М., ОГИЗ-Сельхозгиз.
- Станков Н. З., 1955. Корни и почва.— «Земледелие», № 10.
- Судейманов З. С., 1966. Биоэкологические особенности додарции восточной. Материалы XXIII научной конференции Самаркандского госуниверситета.
- Суслов А. Ф., 1955. Семеноводство луговых кормовых трав. М., Сельхозгиз.
- Тарановская М. Г., 1957. Методы изучения корневых систем. М., Сельхозгиз.
- Тарчевский В. В., 1962. Условия специфической среды — главный регулятор внутривидовых и межвидовых отношений.— В сб.: Проблемы внутривидовых отношений организмов. Изд-во Томского ун-та.
- Татаринова Н. К., 1961. Изучение корневых систем травянистых растений (на лугах и пастбищах).— В кн.: Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах. М., Сельхозгиз.
- Тоомре Р. И., 1966. Долголетние культурные пастбища. М., «Колос».
- Тартиков А. П., 1951. Распределение корневых систем деревьев на северном пределе лесов.— «Вестн. Моск. ун-та», вып. 6, № 10.
- Угрюмов А. Ф., 1965. Опыт улучшения шелковицевых лугов на засоленных землях.— Тр. Алтайского с.-х. ин-та, вып. 6.
- Угрюмов А. Ф., 1966. О некоторых особенностях корневых систем растительности засоленных почв.— Тр. Алтайского с.-х. ин-та, вып. 10.
- Фроловская Т. П., 1963. Влияние алюминия на растения и способы регулирования его действия. Автореф. канд. диссерт., М.
- Шаин С. С., 1940. Динамика роста корневой системы бобовых и злаковых трав в чистом посеве и в смеси.— «Вестник с.-х. науки», Кормодобывание, вып. 5.
- Шалыт М. С., 1950. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Ч. I. Геоботаника, вып. 6. М.—Л., АН СССР.
- Шалыт М. С., 1952. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Ч. I — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3 (Геоботаника), вып. 8.
- Шалыт М. С., 1960. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ.— «Полевая геоботаника», т. 2. М.—Л., АН СССР.
- Шенников А. П., 1941. Луговедение. ЛГУ.
- Шенников А. П., 1950. Экология растений. М., «Сов. наука».
- Штреккер В., 1933. Луговые злаки. М.—Л., Гос. изд-во колхозной и совхозной литературы.
-